

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra ekologie



Bakalářská práce

**Vliv kvality potravy na růst a přežívání sladkovodního
zooplanktonu**

Diet quality impact on growth and survival of freshwater zooplankton species
(literární rešerše)

Veronika Sýkorová

Vedoucí práce: RNDr. Veronika Sacherová Ph.D.

Praha 2010

Poděkování: Děkuji své školitelce RNDr. Veronice Sacherové Ph.D. za vedení mé bakalářské práce a za cenné rady a připomínky, které mi poskytla. Děkuji také svým rodičům za to, že mě po celou dobu mého studia podporovali.

Abstrakt

Kvalita potravy má významný vliv na sladkovodní zooplankton. Ovlivňuje jeho rychlost růstu a celkový vývoj. Kvalitou rozumíme určitý stechiometrický poměr hlavních biogenních prvků (uhlík, dusík, fosfor) v biomase potravy. Ekologická stechiometrie nám pomáhá vysvětlit rovnováhu chemických prvků v ekologických interakcích a procesech.

Sladkovodní zooplankton se skládá převážně ze 2 skupin organismů a to z vířníků (Rotifera) a koryšů (Crustacea)-perlooček (Cladocera) a klanonožců (Copepoda). Každá tato skupina má odlišné nároky na kvalitu potravy. Většina filtrujících perlooček jsou rychle rostoucí organismy, které potřebují pro svůj rychlý růst potravu bohatou na fosfor (malý C:P poměr v potravě), naopak je to u většiny zástupců klanonožců. Ne vždy je nabízená potrava pro dané zástupce zooplanktonu ideální, proto se u nich vyvinuly různé pre- a post- absorpční mechanismy, které jim pomáhají vyrovnat se s nevyhovující potravou. S tím, jak zooplankton reaguje na nevhodný poměr C:N:P v potravě, úzce souvisí jeho schopnost přežívat nepříznivé podmínky. Poměr C:N:P v potravě zooplanktonu ovlivňuje také druhové složení nádrží.

Klíčová slova: stechiometrie, kvalita potravy, zooplankton

Abstract

Food quality has a significant influence on freshwater zooplankton. It influences its growth rate and development generally. By quality we understand a certain stoichiometric ratio of the main biogenic elements (carbon, nitrogen, phosphorus) in the biomass of food. Ecological stoichiometry is helping to understand the balance of chemical elements in ecological interactions and processes.

Freshwater zooplankton consists mostly of two groups of organisms: rotifers (Rotifera) and crustaceans (Crustacea) - cladocerans (Cladocera) and copepods (Copepoda). Each of these groups requires different quality of food. Most of filtering cladocerans are fast-growing organisms, which need a phosphorus-rich food for their fast development (small C:P ratio in food) and vice versa for most of the copepods. The food offered is not always ideal for all members of zooplankton, that is why various pre- and post-absorptive mechanisms developed to help them to cope with unsuitable food. The ability to survive unfavourable conditions is closely linked to the zooplankton's reactions to unsuitable C:N:P ratio in its food. The C:N:P ratio in food of zooplankton also influences the species distribution in water bodies.

Key words: stoichiometry, food quality, zooplankton

OBSAH

ÚVOD	6
1. EKOLOGICKÁ STECHIOMETRIE	7
2. DŮLEŽITÉ PRVKY A JEJICH DOSTUPNOST PRO SLADKOVODNÍ ZOOPLANKTON	8
2.1. KOLOBĚH PORVKŮ V SLADKÝCH VODÁCH	8
2.2. KOLOBĚH LIMITUJÍCÍCH BIOGENNÍCH PRVKŮ V SLADKÝCH VODÁCH	8
2.2.1. STOPOVÉ PRVKY	9
2.2.2. KOLOBĚH DUSÍKU VE VODĚ	9
2.2.3. KOLOBĚH UHLÍKU VE VODĚ	10
2.2.4. KOLOBĚH FOSFORU VE VODĚ	11
2.3. VÝSKYT UHLÍKU, DUSÍKU A FOSFORU V ORGANISMECH	11
3. POTRAVA ZOOPLANKTONU A JEJÍ KVALITA	13
3.1. ZOOPLANKTON	13
3.1.1. VÍŘNÍCI (<i>ROTIFERA</i>)	13
3.1.2. KORÝŠI (<i>CRUSTACEA</i>)	13
3.2. POTRAVA	15
3.3. KVALITA POTRAVY	15
3.4.. C:N:P POMĚR V BIOMASE ZOOPLANKTONU	17
3.5. HOSPODAŘENÍ S NADBYTKEM ŽIVIN	18
4. DOPADY KVALITY POTRAVY NA KONZUMENTA	20
4.1.. RŮST	20
4.1. ROZMNOŽOVÁNÍ	24
5. PŘEŽÍVÁNÍ NEPŘÍZNIVÝCH PODMÍNEK	26
5.1. OSIDLOVÁNÍ NOVÝCH LOKALIT	27
6. NÁVRH BUDOUCÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE	28
6.1. ÚVOD DO PROBLEMATIKY	28
6.2. USPOŘÁDÁNÍ PŘEDPOKLÁDANÉHO EXPERIMENTU	30
ZÁVĚR	31
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	32

ÚVOD

Kvalita potravy ovlivňuje jak růst, tak přežívání sladkovodního zooplanktonu. Tímto vlivem se zabývá ekologická stechiometrie, která vyjadřuje rovnováhu chemických prvků v ekologických interakcích. Sleduje se především poměr mezi C:N:P, je to dáno tím, že uhlík, dusík a fosfor jsou hlavními biogenními prvky v sladkých vodách.

Sladkovodní zooplankton se skládá převážně ze 3 skupin organismů. Jsou to vířníci (Rotifera) perloočky (Cladocera) a klanonožci (Copepoda). Různé druhy sladkovodního zooplanktonu mají různé nároky na potravu. Rychle rostoucí druhy mají větší nároky na obsah fosforu v potravě a naopak je tomu u pomalu rostoucích. Zvýšená růstová rychlost je spojená s vyšším příjmem fosforu v potravě. Proto jsou rychle rostoucí organismy méně tolerantní k nedostatku fosforu než pomalu rostoucí. Také se zdá, že pomalu rostoucí organismy snáze snášejí výkyvy v poměru C:P a N:P v potravě. S požadavky na fosfor úzce souvisí i další populační parametry, jako je rozmnožování a přežívání, které jsou ovlivněny stechiometrickým poměrem C:P v potravě.

V mé bakalářské práci se budu zabývat otázkou, zda kvalita potravy ovlivňuje výše zmíněné populační parametry, zejména jak zooplankton roste a přežívá při různých kvalitách potravy. Dále se budu zabývat otázkou, zda kvalita potravy ovlivňuje druhové složení zooplanktonu v nádržích, zejména jak je ovlivněn výskyt nebo absence určitých druhů při dostatku potravy, která je nicméně kvalitativně nedostatečná.

1. EKOLOGICKÁ STECHIOMETRIE

Růst a vývoj sladkovodního zooplanktonu je ovlivněn kvalitou potravy, kterou konzumuje. Kvalitou rozumíme určitý stechiometrický poměr hlavních biogenních prvků v biomase potravy.

Ekologická stechiometrie vysvětluje rovnováhu chemických prvků v ekologických interakcích a procesech (Elser a kol. 2000). Občas je stechiometrie vnímána jako studium rovnováhy mezi energií a hmotou (Sternner & Elser 2002).

Stechiometrie v chemii vyjadřuje prvkové složení reaktantů a produktů v chemických vzorcích (Sternner & Elser 2002). Udává, z kterých prvků se sloučenina skládá a v jakém poměru jsou atomy těchto prvků ve sloučenině zastoupeny.

Slovo stechiometrie má své kořeny v řeckém slově „stoicheion“, které znamená element, a „metron“, což znamená měření (Sternner & Elser 2002). Chemik Jeremias Benjaim Richter (1762-1807) byl první, kdo položil základní kameny stechiometrie. Díky stechiometrii si můžeme zodpovědět některé otázky typu: „Jak rychle organismus poroste? Jaký prvek se stane limitujícím v tom daném ekosystému?“ (Sternner & Elser 2002). Díky ekologické stechiometrii můžeme analyzovat ekologický systém (Elser a kol. 2000) prostřednictvím stechiometrického poměru mezi základními biogenními prvky v biomase organismů. Pomocí poměru vyjádříme to, který prvek je v nadbytku, nebo kterého je nedostatek. Například vysoký poměr mezi C:P znamená, že fosfor je v menším relativním množství než uhlík. A naopak je to u malého poměru mezi C:P.

Poměr mezi prvky se většinou uvádí jako molární poměr mezi C:N:P. Např.: molární poměr C:P=200 znamená, že je ve studovaném vzorku 200 atomů uhlíku na každý atom fosforu (Sternner & Elser 2002).

2. DŮLEŽITÉ PRVKY A JEJICH DOSTUPNOST PRO SLADKOVODNÍ ZOOPLANKTON

2.1. KOLOBĚH PRVKŮ V SLADKÝCH VODÁCH

Biogeochemický cyklus prvků, nebo-li výměna látek v rámci ekosystému (nádrží), není zcela uzavřený. Do nádrže přicházejí látky z povodí, z atmosféry a podloží. Naopak tyto látky jsou odstraňovány odtokem, odparem a jejich uložením do sedimentů nádrže. Obsahy prvků ve vodách záleží na rovnováze těchto procesů (Brönmark & Hansson 2005).

2.2. KOLOBĚH LIMITUJÍCÍCH BIOGENNÍCH PRVKŮ V SLADKÝCH VODÁCH

Biogenní prvky jsou látky, které organismy potřebují pro svůj vývoj. Množství těchto prvků v nádržích je dáno především druhem podloží, množstvím rostlin, lidskou aktivitou poblíž nádrže atd. Biogenní prvky v nádržích nejsou pro živočichy přímo dostupné. Proto musí konzumovat primární producenty jako jsou řasy, bakterie a další autotrofní a litotrofní organismy. Ale i většina biogenních prvků je pro primární producenty nedostupná, protože mohou být uloženy v sedimentech, fosfor ve formě sraženin nebo uhlík jako součást biomasy. Primární producenti biogenní prvky přijímají v rozpuštěné formě převážně z exkrece a vylučování živočichů (Lampert 1977) a začleňují je do svých těl. Díky tomuto procesu jsou dostupné konzumentům a následně zapojeny do potravního řetězce (Brönmark & Hansson 2005).

Nejdůležitějšími biogenními prvky v sladkých vodách jsou uhlík, dusík a fosfor. Jsou významné, protože se z nich skládají důležité makromolekuly jako jsou cukry, tuky, bílkoviny a nukleové kyseliny, které se účastní hlavních biologických procesů v tělech organismů. Tyto látky mají především funkci stavební, podporují metabolismus a také jsou zásobárnami energie. Kromě toho mohou být v sladkých vodách limitujícími i některé životně důležité stopové prvky. Následující kapitoly ukazují v jakých formách se biogenní prvky vyskytují v sladkých vodách, tím pádem jak je mohou přijímat primární producenti a následně producenti sekundární.

2.2.1. STOPOVÉ PRVKY

Mezi stopové prvky řadíme především draslík, sodík, vápník, křemík, kobalt, měď, zinek a molybden. Vyskytují se v horninách a půdách jen ve velmi malém množství, v sladkých vodách jsou dostupné v rozpuštěné formě. Organismy nemají velké nároky na množství těchto prvků v potravě, ale jejich nedostatek může limitovat jejich růst. Například nedostatek křemíku limituje růst rozsivek, jejichž buňky jsou uzavřeny v křemíkatých schránkách. Minimální množství křemíku, které limituje růst rozsivek, je mezi $0,88 \mu\text{mol l}^{-1}$ a $19,7 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Lampert & Sommer 2007).

Stopové prvky jsou součástí specifických enzymů, fungujících jako katalyzátory chemických reakcí a umožňují následný správný vývoj organismů. Na druhou stranu větší koncentrace těchto prvků jsou toxické jak pro rostliny, tak pro živočichy. Působí jako buněčné jedy, tj. mohou inhibovat tvorbu bílkovin, narušit mitózu. Například modrá skalice ($\text{CuSO}_4 \cdot 5(\text{H}_2\text{O})$), která se používá k odstranění vodního květu (Brönmark & Hansson 2005). Potřebné množství těchto prvků pro správný vývoj organismů se mění taxon od taxonu. Například plži mají větší požadavky na měď v jejich potravě, je to dáno obsahem mědi v jejich krevním barvivu (hemocyanin) v hemolymfě naopak je to zooplanktonu (Karimi & Folt 2006).

2.2.2. KOLOBĚH DUSÍKU VE VODĚ

Dusík patří k hlavním biogenním prvkům stejně tak jako uhlík, vodík a kyslík. Nejčastější forma dusíku v sladkých vodách je rozpuštěný N_2 . Jen málo organismů je schopno dusík v této podobě přijímat. Je to způsobeno tím, že při fixaci vzdušného kyslíku je potřeba velkého množství energie k redukci trojné vazby, která drží dva atomy dusíku pohromadě. Díky nitrogenáze jsou organismy schopny tuto trojnou vazbu štěpit. Nitrogenáza je enzym, který se nachází pouze u prokaryot (*Rhizobium*, *Azobacter*, a mnoho dalších). Organismy, které nemají nitrogenázu, přijímají dusík v organických (nukleové kyseliny, proteiny, močovina) nebo anorganických (dusičnany, dusitany a amoniak) sloučeninách. Primární producenti přijímají dusík především v anorganické formě. Dusík je buď dále z části vylučován rostlinami do okolí, vázán v konzumentech, uvolňován rozkladem mrtvé biomasy rostlin, nebo mineralizován a dále uvolňován jako amoniak (amonifikace) (Lellák & Kubíček 1991, Ward a kol. 2007).

Hlavní mikrobiální procesy, jako je přeměna dusitanů na dusičnany a dále na amoniak, jsou závislé na kyslíku. Přesněji na jeho absenci nebo přítomnosti (Brönmark & Hansson 2005). Nitrifikace je jev, kdy nitrifikační bakterie oxidují amoniak nejdříve na dusitany a posléze na dusičnany. Tento proces probíhá v určité hloubce sladkých vod, je to opět dáno přítomností kyslíku nejmenší množství kyslíku při kterém dochází k nitrifikaci je 0,3 mg/l (Knižátková 2007 podle Tate 2004) Tato hloubka je určena produkcí jezera. U málo produktivních a neproduktivních jezer se kyslík může vyskytovat v celém vodním sloupci až ke dnu, naopak u velmi produktivních nádrží může absence kyslíku nastat již v metalimniu (= skočná vrstva) (Brönmark & Hansson 2005).

Opačným jevem k nitrifikaci je denitrifikace, která probíhá v anaerobních podmínkách. Bakterie redukují dusičnany na amoniak a dále až na plynný dusík, který může unikat do ovzduší (Ward a kol. 2007).

2.2.3. KOLOBĚH UHLÍKU VE VODĚ

Uhlík je nejrozšířenější biogenní prvek a nejčtenější složkou živé hmoty. Uhlík se do koloběhu ve vodních ekosystémech dostává ve formě CO_2 . Největším zdrojem CO_2 je atmosféra, ale CO_2 se do vody může dostávat i vodou prosakující půdou. Protože CO_2 je ve vodě velmi snadno rozpustný, je lehce dostupný vodním primárním producentům. Přes ně se ve formě organické hmoty dostává dále ke konzumentům. CO_2 se vrací zpět do vody a také do atmosféry díky dýchání jak rostlin, tak i živočichů, ale také prostřednictvím rozkladačů. Jedním z konečných produktů rozkladu organické hmoty je CO_2 , který je z větší části uvolňován přes vodní hladinu zpět do atmosféry (Lellák & Kubíček 1991, Brönmark & Hansson 2005).

UHLIČITANOVÝ SYSTÉM

Uhličitanový systém charakterisuje vztah mezi CO_2 , HCO_3^- a CO_3^{2-} a pH ve vodě.

Snadno rozpustný CO_2 se ve vodě slučuje s molekulou H_2O za vzniku slabé kyseliny uhličitanové ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$). H_2CO_3 ve vodě disociuje na ionty H^+ a na hydrouhličitanové ionty HCO_3^- , ty dále disociují na H^+ ionty a ionty uhličitanové CO_3^{2-} .

Volný CO_2 se vyskytuje ve vodách, kde je velká uhličitanová tvrdost. Ale mnohem více CO_2 je ve formě vázané a to v rozpustných $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$. Tento zdroj uhlíku mohou řasy taktéž hojně využívat. Při intenzivní fotosyntéze dochází k odčerpávání CO_2 a vzrůstu pH (10

až 11) a může se na vodní vegetaci objevit málo rozpustný CaCO_3 , který vzniká přeměnou $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ v zásaditém prostředí.

Kyselé vody (nízké pH) jsou charakteristické volnou formou CO_2 . Ve vodách s přibližně neutrálním pH převládají HCO_3^- ionty. Tvrdé vody s vyšší alkalitou (s větším koncentrací OH^- iontů než H^+), která je způsobena velkým množstvím CO_3^{2-} iontů, mají dobrou pufrací účinnost, tím pádem umožňují jen malé kolísání pH. Naopak je to u vod měkkých, kde je malá pufrací účinnost a pH může kolísat cirkadiálně v závislosti na intenzitě fotosyntézy a s tím spojeným odčerpáváním CO_2 (Lampert, W. & Sommer 2007, Lellák & Kubíček 1991).

2.2.4. KOLOBĚH FOSFORU VE VODĚ

Fosfor je v sladkých vodách významný limitující prvek, na rozdíl od ostatních biogenních prvků. Je to dáno tím, že v organismech je výskyt fosforu vyšší a stálý na rozdíl od okolního prostředí. Je to způsobeno cyklem fosforu ve vodě a různou intenzitou využívání fosforu rostlinami.

Hlavním zdrojem fosforu ve vodách jsou sedimenty a bazické horniny, které obsahují apatit ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$). Fosforečnany se uvolňují z hornin především zvětváváním (Lellák & Kubíček 1991). Fosfor se vyskytuje ve vodě hlavně ve formě rozpustných fosforečnanů, nebo jejich sraženin (Brönmark & Hansson 2005). V tomto stavu je přijímán primárními producenty, a tak díky jejich biomase přechází do dalších článků potravní sítě. Prostřednictvím destruentů se fosfor vrací do ekosystému ve formě asimilovatelného fosfátu a to z uhynulých bakterií, rostlin a živočichů (Lellák & Kubíček 1991).

2.3. VÝSKYT DUSÍKU, UHLÍKU A FOSFORU V ORGANISMECH

Když se podíváme na hlavní buněčné struktury v organismech, výrazně se odlišují v množství uhlíku, dusíku a fosforu. Rostlinné buňky jsou na dusík a fosfor chudé, ale naopak na uhlík bohaté. Zastoupení uhlíku, dusíku a fosforu v živočišné buňce vypadá asi tak, že orgány zúčastňující se energetické bilance v buňce (chloroplasty a mitochondrie) jsou na dusík bohaté, ale na fosfor chudé. Je to dáno větším množstvím enzymů a strukturních proteinů, účastnících se v energetickém procesu. Jádro, chromosomy, ribosomy nebo orgány se zásobní funkcí, mají díky svému většímu množství nukleových kyselin vysoký obsah dusíku, ale také, na rozdíl od výše zmiňovaných mitochondrií, vysoký obsah fosforu (Stern

& Elser 2002). Například ribosomy jsou centrálním místem, kde dochází k syntéze proteinů, tím pádem jsou velmi důležité při růstu (Elser a kol. 1996).

Naopak sacharidy a lipidy jsou chudé na dusík i na fosfor, ale liší se v množství uhlíku. Sacharidy jsou relativně chudší (32 % C) než lipidy (65-70 % C) (Sturner & Elser 2002). Tyto rozdíly dokládají, že biochemické složení buňky je přímo spojeno s její funkcí.

3. POTRAVA ZOOPLANKTONU A JEJÍ KVALITA

3.1. ZOOPLANKTON

Sladkovodní zooplankton zahrnuje zejména 2 hlavní skupiny, kmen vířníky (Rotatoria) a podkmen korýši (Crustacea). Do planktonních korýšů patří řád perloočky (Cladocera) a podtřída klanonožci (Copepoda). Taktéž sladkovodním zooplanktonem jsou larvy mlžů, medúzka sladkovodní (*Craspedacusta sowerbyi*), planktonní larvy hmyzu, ploštěnců nebo prvoci.

3.1.1. VÍŘNÍCI (ROTIFERA)

Většina vířníků jsou filtrátoři (generalisté), požírají bakterie, řasy a malé prvoky. Vířivým věncem si přihánějí potravu. Jsou schopni konzumovat potravu o velikosti kolem 8 μm . Mohou ji buď sežrat celou a následně ji rozdrtit mastaxem a nebo ji nabodnou a vysají z ní buněčný obsah. Mají enormní filtrační kapacitu, dokáží za hodinu přefiltrovat takové množství vody, jako je 1000krát jejich objem těla. Mezi vířníky patří také predátoři například *Asplanchna*, která požírá především ostatní vířníky, ale také řasy (Brönmark & Hansson 2005).

3.1.2. KORÝŠI (CRUSTACEA)

PERLOOČKY (CLADOCERA)

Perloočky patří do třídy lupenonožců (Branchiopoda), řád *Cladocera* je největším řádem této skupiny. Nalezneme je ve sladkých stojatých i periodických vodách, dendrotelmách, fytotelmách, horkých pramenech, arktických jezerech, intersticiálních vodách, mořích a oceánech. Pohybují se pomocí antenul a hrudních končetin. Živí se filtrací i predací. Známým predátorem je *Leptodora*, která se živí nálevníky a vířníky a někdy i klanonožci. U filtrátorů koreluje velikost pozřené částice s velikostí těla perloočky (Brönmark & Hansson 2005). Perloočky jsou narozdíl od klanonožců při výběru velikosti potravy omezeny velikostí ok ve filtračním aparátu (Sterner & Hessen 1994). Dolní limit velikosti potravy u perlooček je 0,2 μm a maximální je 20-30 μm (např. 0,2 μm u *Diaphanosoma brachyurum*, 4,7 μm u *Sida crystallina*) (Sommer 2006). Mezi velikostí těla zooplanktonu a zkonzumované částice

existuje pozitivní korelace (Burns 1968). Juvenilní stádia *Daphnia hyalina* mohou konzumovat částice o velikosti mezi 0,3-0,4 μm a jejich dospělci 0,8-2,0 μm . Velikost ok, kterými potravu filtrují, neroste signifikantně s velikostí organismu, ale souvisí s množstvím potravy (Brendelberger 1991, Geller & Müller 1981). Perloočky mají 5 párů hrudních končetin, každá končetina má odlišnou stavbu. Třetí a čtvrtá noha má filtrující hřebínek a první a druhá končetina čistící brvy, které pod tlakem vpravují potravu do břišní rýhy. Pátá končetina tvoří jakousi záklopkou spodního prostoru. Reguluje to, kdy se má voda zadržet a kdy vypustit (Lellák & Kubíček 1972). Perloočky se vyrovnávají s nedostatkem potravy také tak, že změni velikost ok ve filtračním hřebínku třetí a čtvrté nohy. Nejenže zvětší celou plochu hřebínku, také zmenší oka v tomto aparátu a zvětší filtrační rychlost (Lampert & Brendelberger 1996). Různé skupiny perlooček mají odlišnou stavbu filtračního aparátu, s tím souvisí, čím se jedinci živí. Velmi účinný filtr, který filtruje z vody i bakterie, mají například *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Daphnia cuculata* a *D. magna* velikost ok je od 0,24 do 0,64 μm . Další skupinou jsou méně účinní filtrátoři bakterií, kteří mají velikost ok od 1,0 do 1,6 μm a patří sem například *Daphnia galeata*, *D. pulicaria*, *D. hyalina* a *Bosmina coregoni*. Makrofiltrátoři mají jen malou část filtračního aparátu s oky menšími než 2 μm , proto nejsou schopni se živit bakteriemi (Geller & Müller 1981). Do této skupiny můžeme zařadit zástupce z podřádu Ctenopoda (Martin & Davis 2001). Tito zástupci mají filtrační hřebínky na gnathobasích a enditech všech pěti párech končetin *Holopedium gibberum*, *Sida crystallina* (Geller & Müller 1981).

KLANONOŽCI (COPEPODA)

Klanonožci se živí jak herbivorií, detritivorií, predací, tak i paraziticky (Brönmark & Hansson 2005).

Buchanky (Cyclopoida) preferují různou potravu, jsou to většinou omnivoři. Požírají jak řasy, tak i ostatní zooplankton. Chybí jim filtrační mechanismus. Mají typický „hop and sink“ (skok a klesnutí) způsob plavání. Skok používají při útoku a nebo jako únik před predátorem (Brönmark & Hansson 2005).

Do klanonožců patří vznášivky (*Gymnoplea*), které v planktonu představují skupinu filtrátorů (Lellák & Kubíček 1972). Pomocí dlouhých antén zpomalují klesání ve vodním sloupci a občasným mávnutím povyskočí. Při tomto pohybu se antény 2. páru a maxilipedy pohybují ve tvaru osmičky. Končetiny vytvářejí kolem přední části těla dva víry, tím si přihánějí potravu k ústnímu otvoru (Cowles & Strickler 1983). Plazivky (Harpacticoida) jsou bentičtí zástupci klanonožců.

3.2.. POTRAVA

Potravou sladkovodního zooplanktonu jsou částice do velikosti, kterou je zooplankton schopen pozřít. Sladkovodní filtrátoři se živí nejen řasami, ale i heterotrofními organismy jako jsou prvoci nebo bakterie, souhrnně nazývané seston (Sterner & Hessen 1994), avšak na další přežívání nemá vliv, zda se budou živit jen řasami nebo i heterotrofními organismy (Sanders a kol. 1996).

Řasy jakožto primární producenti mají proměnlivý a také vysoký poměr C:P a C:N v těle (Štrojsová a kol. 2008, Sterner a kol. 1992), na rozdíl od jejich konzumentů, kteří mají v biomase přibližně stálý poměr C:N:P díky tomu, že živočichové si udržují stálé vnitřní prostředí, nebo-li homeostázu. Striktně homeostatičtí živočichové si udržují konstantní prvkové složení svého těla bez ohledu na to, jaké chemické složení má jejich potrava (Brönmark & Hansson 2005).

Variabilita C:N:P v řasách je způsobena tím, že nabídka jednotlivých prvků ve vodách není konstantní a často dochází k limitaci některým prvkem. Právě tato limitace ovlivňuje kvalitu řas jakožto potravy pro konzumenty (Sterner a kol. 1993). Látky, které určující kvalitu řas jsou tuky, bílkoviny, cukry a fosfolipidy. Limitace zdroji (C, N, P) ve vodě může způsobit změnu v koncentracích těchto molekul v biomase řas. Například řasy limitované N mají méně proteinů a naopak řasy limitované P mají méně fosfolipidů (Sterner & Hessen 1994).

Koncentrace živin v řasách mohou být odlišné od toho, co herbivoři vyžadují. Právě proto tyto rozdíly ovlivňují strukturu společenstva a ekosystémů, tedy to, jaké organismy se budou v daném prostředí vyskytovat. Přesněji koncentrace živin a následná kvalita potravy ovlivňuje potravní chování (pre- a post asimilační mechanismy, viz níže) a fitness konzumentů (Sterner 2004 Elser a kol. 2000a).

3.3. KVALITA POTRAVY

Kvalitou potravy rozumíme to, jaké prvky potrava obsahuje a následně jak svým složením ovlivňuje fyziologické funkce konzumenta, protože různí konzumenti mají odlišné nároky na potravu.

Tím, jak složení potravy ovlivňuje konzumenta, se zabývá ekologická stechiometrie (vysvětleno v první kapitole). Základním bodem ekologické stechiometrie je Redfieldův poměr, který vyjadřuje molekulární poměr mezi uhlíkem, dusíkem a fosforem v organismech. Tento poměr je 106:16:1 tzn., že na každý 1 atom fosforu připadá 16 atomů dusíku a 106

atomů uhlíku. Alfred Redfield přišel na tento poměr tak, že analyzoval vzorky mořského sestonu a zjistil, že atomový poměr mezi uhlíkem dusíkem a fosforem v sestonu byl stejný jako atomární poměr rozpuštěných látek ze stejného místa. Poměr dusíku, uhlíku a fosforu zůstal přibližně stejný od pobřeží po otevřený oceán (Sterner & Elser 2002). Taktéž bylo v nespočetných výzkumech zjištěno, že i sladkovodní a terestrické prostředí má přibližně stejné rozvržení uhlíku, fosforu a dusíku v rostlinné i živočišné biomase organismů. Proto se poměr mezi těmito prvky používá pro analýzy ekologických systémů (Elser a kol 2000b).

V sladkých vodách kvalitu potravy určuje především množství fosforu v potravě, jelikož fosfor je hlavním limitujícím prvkem v sladkých vodách. Primární producenti mohou být limitováni také dusíkem, železem a jinými prvky (Sterner 2008).

Koncentrace uhlíku dusíku a fosforu v sladkých vodách dosti kolísá, jak v čase, tak i v prostoru, a často se odlišuje od Redfieldova poměru. Je to dáno především okolními faktory prostředí (Sterner & Hessen 1994) jako je například velikost povodí, složení podloží nádrže, průměrná teplota vody, hloubka míchané vrstvy vody atd. (Brönmark & Hansson 2005). Také záleží na době zdržení vody v nádrži. Jezera s velkou dobou zdržení (více jak 6 měsíců) mají obvykle vysoké poměry C:N, C:P a N:P, toto zvýšení je způsobeno procesy, které se odehrávají v jezeře, atmosférické srážky a přítok na ně mají jen velmi malý vliv (Hecky a kol. 1993). Záleží také na trofii jezera. Jezera oligotrofní mají vysoký poměr P:N, u eutrofních jezer je to naopak (Sterner 2008). Je to proto, že oligotrofní jezera jsou málo produkční a jsou chudší na živiny. Naopak eutrofní jezera mají malý poměr N:P, protože jsou na živiny bohaté a limitace fosforem je malá.

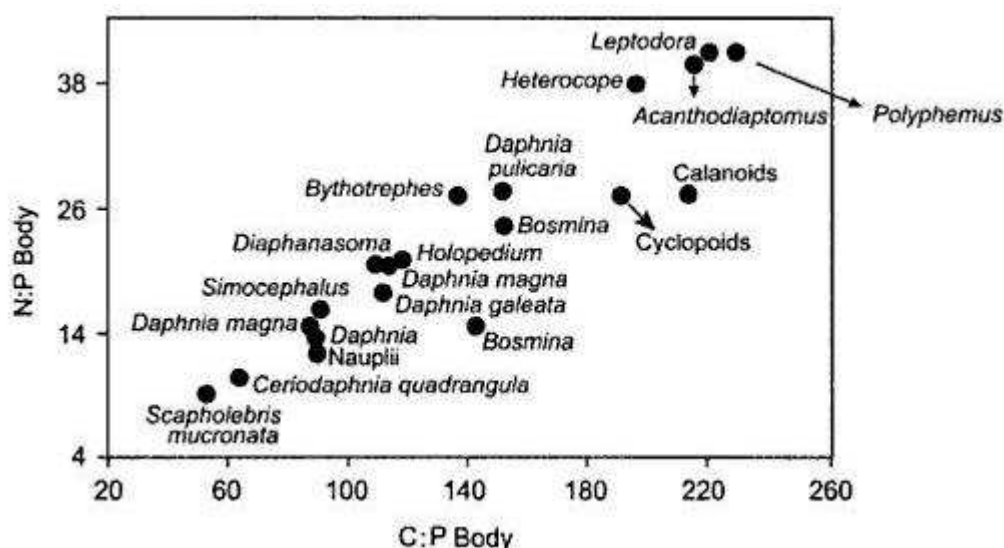
Sladkovodní druhy zooplanktonu se od sebe navzájem liší poměrem C:N:P v biomase, a právě proto vyžadují rozdílně kvalitní potravu. O kvalitě potravy vypovídá růstová rychlost organismů, kteří ji konzumují (Sterner & Hessen 1994). Tuto myšlenku vysvětluje hypotéza rychlosti růstu (Elser 2003). O této hypotéze více v další kapitole. Rozdílné poměry C:N:P vysvětlují rozdílné druhové složení zooplanktonu v jezerech.

Nejlépe lze pozorovat vliv kvality potravy na konzumenta na rodu *Daphnia*. *Daphnia* jsou rychle rostoucí herbivoři, potřebují dostatečné množství P pro svůj růst, a proto je pro ně kvalita potrava určena dostatkem fosforu (Sterner & Hessen 1994).

3.4.. C:N:P POMĚR V BIOMASE ZOOPLANKTONU

Poměr mezi C:N:P je taxonomicky specifický, a proto určuje druhové složení zooplanktonu nádrže. Například koryši mají atomární poměr N:P mezi 12 a 52. Perloočky mají nižší poměr (např. *Daphnia magna* má atomární poměr 12,7) než klanonožci (např. *Acanthodiaptomus denticornis* má atomární poměr N:P 38,7) (Sterner a kol. 1992).

Díky stechiometrii se dá předpokládat, že když v experimentální nádrži bez přítoku a odtoku budou převládat rychle rostoucí perloočky, například rod *Daphnia*, které preferují řasy s velkým množstvím P (malý N:P poměr), bude v nádrži vzrůstat N:P poměr a následně budou řasy limitovány fosforem. A naopak v nádržích, kde dominují klanonožci, bude poměr mezi dusíkem a fosforem nízký, a proto budou řasy limitovány N (Warg a kol. 2007). Díky těmto poznatkům se dají vysvětlit trofické kaskády v sladkých vodách a druhové složení herbivorního zooplanktonu.



Graf. 1. Variabilita v N:P a C:P poměrech u různých taxonů sladkovodního zooplanktonu (perloočky: *Bosmina*, *Bythotrephes*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Holopedium*, *Polyphemus*, *Scapholeberis*, *Simocephalus*; klanonožci: *Heterocope*, *Acanthodiaptomus*).
Převzato z: Sterner 2002.

V Grafu 1 je vynesena mezidruhová variabilita v prvkovém složení sladkovodního zooplanktonu. Různé druhy zooplanktonu mají odlišné nároky na kvalitu potravy. To je znázorněné na příkladu pomalu rostoucího klanonožce rodu *Acanthodiaptomus*, který má kvůli svému pomalému růstu malé nároky na fosfor obsažený v potravě. To znamená, že C:P i N:P poměr v jeho biomase je vysoký. Množství fosforu v biomase zooplanktonu je

mezidruhově více proměnlivé než množství dusíku a uhlíku. Obecně se dá říci, že sladkovodní klanonožci mají menší podíl fosforu a více dusíku v těle než perloočky (Andersen & Hessen 1991). To znamená, že jsou to pomalu rostoucí organismy, a vyhovuje jim potrava, která má vyšší N:P poměr a je bohatá na proteiny, protože proteiny jsou dosti bohaté na dusík (Sterner & Elser 2002). Naopak rychle rostoucí *Ceriodaphnia* nejlépe přežívá a roste při vyšším poměru fosforu v potravě (nízký poměr C:P i N:P v potravě) (Sterner a kol. 1992).

Detailnější studie ukazují, že herbivorní perloočky, jako jsou rody *Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Holopedium* a zvláště *Daphnia*, mají relativně velké množství fosforu v těle (nad 2 % hmotnosti sušiny, C:N:P poměr u *Daphnia longispina* je 85:14:1) a mají nízký poměr C:P v těle, zatímco dravé perloočky *Polyphemus* a *Leptodora* mají množství fosforu pod 1 % hmotnosti sušiny a mají tudíž vysoký C:P poměr v biomase. Také sladkovodní vznášivky *Heterocope* a *Acanthodiaptomus* mají méně fosforu (v rozmezí od 0,4 do 0,8 % hmotnosti v sušině, C:N:P poměr u *Acanthodiaptomus denticornis* 212:39:1). Tyto mezidruhové rozdíly v množství fosforu v těle zooplanktonu jsou spojovány s obsahem fosforu v hlavních makromolekulách jako jsou fosfolipidy, ATP, kreatinfosfáty, nukleové kyseliny atd. (Sterner & Elser 2002). Právě v nukleových kyselinách a především rRNA je nejvíce fosforu (například u *Daphnia* zaujímá RNA 5-10 % hmotnosti v sušině, u klanonožců jen 2 % hmotnosti v sušině). Fosfolipidy jsou taktéž látky bohaté na fosfor (obsahují přibližně 5 % celkového množství fosforu z celého organismu) vyskytující se především v buněčných membránách, u klanonožců je to organela s největším množstvím fosforu (Sterner & Hessen 1994, Elser a kol. 1996).

I dusík je v organismech zastoupen v četných sloučeninách. Nejvíce dusíku obsahují proteiny. Nicméně malé rozdíly v poměru C:N v partikulovaných látkách v sladkých vodách naznačují, že limitace dusíkem není tak zásadní jako limitace nádrží fosforem (Hecky a kol. 1993, Sterner & Hessen 2002).

3.5.. HOSPODAŘENÍ S NADBYTKEM ŽIVIN

Díky různě kvalitní potravě (limitaci prvky v potravě) zooplankton používá pre- a post- absorpční mechanismy, aby se vyrovnal s nadbytkem některých prvků a naopak nedostatkem jiných, a tak si udržel homeostázu (Sterner & Hessen 1994). Konzumenti mohou vydat živiny, které jsou v nadbytku, zatímco zadržují živiny, kterých je nedostatek (Plath & Boersman 2001).

Herbivoři například přijímají méně potravy a nebo zvýší dobu, po kterou se potrava zdrží ve střevě, a tím zvýší vstřebávání prvků, kterých je nedostatek. Díky těmto mechanismům dochází k selekci potravy, což s sebou nese větší energetické náklady. Nicméně herbivoři, kteří dokáží tyto mechanismy využívat lépe přežívají i při nedostatku potravy (Sternér & Hessen 1994).

Objeví-li se ve vodě větší množství nekvalitní potravy, konzumenti zvyšují žrácí rychlost a tím pádem přijímají více potravy. Doba, po kterou se potrava zdrží ve střevě, se zkrátí. Tuto strategii používají proto, aby růst nebyl omezován nedostatkem minerálů (Štrojsová 2008).

Aby se *Daphnia* vyrovnala s různě kvalitní potravou, mění kvůli tomu své potravní chování (Plath & Boersma 2001). Při příjmu většího množství potravy s vysokým poměrem C:P (tz. nedostatkem fosforu) se v těle zooplanktonu hromadí nadbytek uhlíku. K vyřešení tohoto problému zooplanktonní herbivoři využívají různé fyziologické procesy. Organismy jednak mohou uložit uhlík do zásobních sloučenin, jako jsou škrob nebo tuky, které později použijí pro metabolismus nebo rozmnožování, nebo je uhlík prodýchán a nebo ho vylučují ve fekálních peletech. Zooplankton (zejména herbivoři) mohou nadbytek uhlíku, dusíku a fosforu investovat do rozmnožování a uložit je do vajíček (Sternér & Hessen 1994).

4. DOPADY KVALITY POTRAVY NA KONZUMENTA

Kvalita potravy je velmi významná pro růst, přežívání a rozmnožování sladkovodního zooplanktonu. Různí sladkovodní zástupci mají odlišné nároky na kvalitní potravu a také na ni jinak reagují. Dopady kvality potravy na konzumenta lze nejlépe pozorovat na populačních parametrech jako je růst, rozmnožování a přežívání.

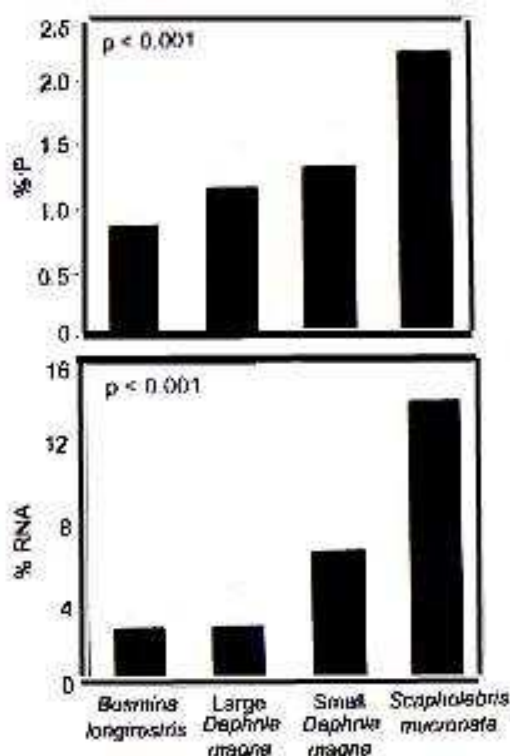
4.1. RŮST

Na růstu, nebo-li zvětšování organismu, jak jeho velikosti, tak i hmotnosti, se podílejí proteiny. Rychlost růstu je závislá na množství fosforu v těle a množství rRNA. K zvětšování proteinového řetězce je důležitý ribosom, který se skládá z velké části z rRNA. Ribosom se posouvá po mRNA a na mRNA se řadí tRNA, která drží amino kyseliny a spojuje je do proteinového řetězce (Alberts a kol. 1997). V rRNA je cca 48,8 % celkového fosforu z těla organismů (Acharya a kol. 2004., Elser a kol. 1996).

Právě vzájemný vztah mezi poměrem C:N:P, rRNA a rychlostí růstu vysvětluje hypotéza růstové rychlosti, nazývaná též hypotéza dostupnosti zdrojů. Tato hypotéza předpokládá, že dostupné zdroje jsou limitujícím faktorem pro maximální růst organismu. Pomalu rostoucí organismy (př. Copepoda) mají malé množství rRNA a tím pádem mají méně fosforu (myšleno procentuálně v sušině). Opakem jsou organismy rychle rostoucí (např. *Daphnia*), které mají více rRNA pro rychlou proteinovou syntézu, proto mají procentuálně více fosforu a nižší N:P poměr (Main a kol. 1997). Organismy s malým N:P poměrem a velkými požadavky na fosfor pro svůj růst jsou velmi citliví na obsah fosforu v potravě a proto mohou zpomalit růst a rozmnožování v případě jeho nedostatku (Sterner & Hessen 1994).

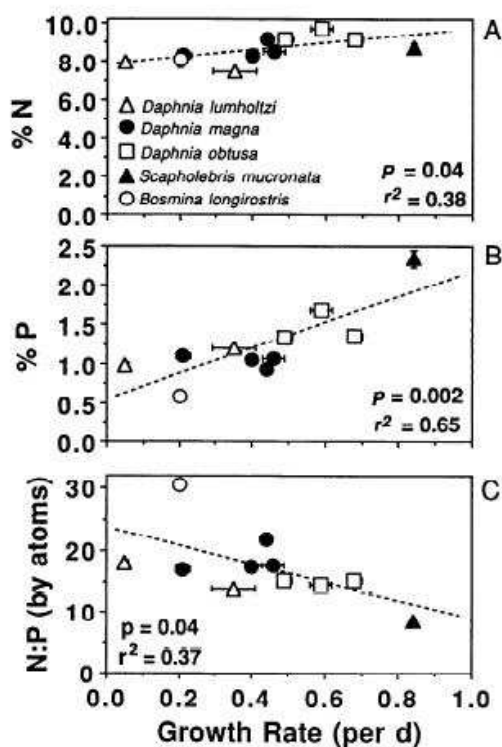
Rozdíly v poměru C:P a N:P v biomase jsou u zooplanktonu způsobeny množstvím RNA (se vzrůstajícím množstvím RNA klesá poměr C:P-to lze vidět u rychle rostoucích organismů) a tedy následná rychlost růstu je ovlivněna množstvím rRNA a na ni navazující proteinovou syntézou (Elser a kol. 1996). Mezi perloočkami (*Daphnia*) a dospělými klanonožci je značný rozdíl v poměrech C:P a N:P (jak lze vidět v Grafu 1 v předchozí kapitole). V Grafu 2 na straně 21. můžeme vidět přímou souvislost mezi množstvím fosforu a množstvím RNA u rychle rostoucích (*Scapholeberis mucronata*) a pomalu rostoucích (*Bosmina longirostris*) organismů. *Daphnia* má o 0,8 % více fosforu než klanonožci.

Klanonožci mají cca 2 % RNA z celkové tělesné hmotnosti, zatímco *Daphnia* cca 10 % RNA. Z celkového množství RNA v rostoucích organismech zaujímá rRNA 85 % (Sterner & Elser 2002). Díky velkému množství rRNA mají více ribozomů, na kterých dochází k proteinové syntéze a následovnému rychlejšímu zvětšování biomasy perlooček oproti klanonožcům.



Graf. 2. V grafu lze vidět závislost množství fosforu (% P) a RNA (% RNA) na druhu planktonních koryšů. Fosfor i RNA byly měřeny na téže populaci organismů. Převzato z Sterner & Elser 2002

Graf. 3. Graf zobrazuje závislost množství (A) dusíku, (B) fosforu, (C) poměru mezi N:P na specifické růstové rychlosti u pěti druhů filtrujícího zooplanktonu (*Daphnia lumholtzi*, *D. magna*, *D. obtusa*, *Scapholeberis mucronata*, *Bosmina longirostris*). Pokus byl zopakován pro několik velikostních skupin (počet stejných symbolů v grafu) *D. lumholtzi* (2 velikostní skupiny), *D. magna* (4 velikostní skupiny), a *D. obtusa* (3 velikostní skupiny). Převzato z Main a kol. 1997



Z grafu (Graf 3.) můžeme vidět, že rychle rostoucí organismy (*Scapholeberis mucronata*, *Daphnia obtusa* i *Daphnia magna*) pro svůj růst potřebují dostatek fosforu. Naopak je tomu u pomalu rostoucího druhu *Bosmina longirostris*.

Rychlost růstu není závislá na velikosti těla organismu (Graf 3. a různé velikostní skupiny), ale na složení potravy. Lze tak usoudit z toho, že v pokusu bylo použito několik skupin o různé velikosti od jednoho druhu organismu (Main & Elser 1997).

RYCHLE ROSTOUCÍ ORGANISMY

Organismy, které mají v těle malý poměr C:P a N:P jsou rychle rostoucí. Je to tím, že díky rychlému růstu mají vysoké nároky na P, který je ve velké míře zastoupen v rRNA tam, kde probíhá proteinová syntéza (Elser a kol. 2000a). Stejně je to tak i s řasami. Řasy, které byly chudou potravou, byly řasy, které rostly pomalu (byly limitovány dusíkem a fosforem) naopak je to u řas rychle rostoucích (Sterner 1993).

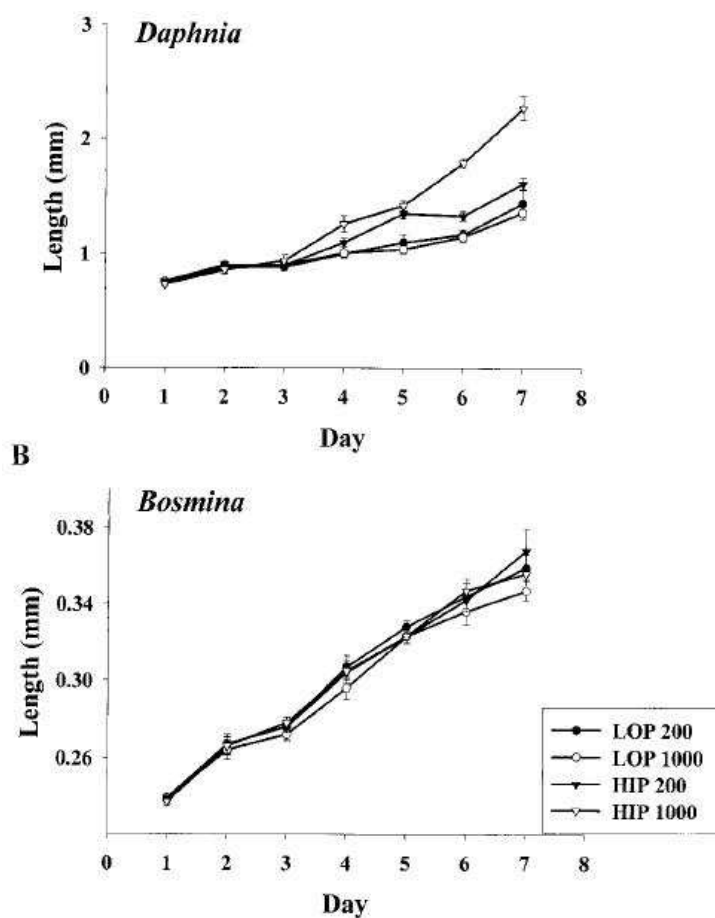
U zooplanktonu jsou vnitrodruhové rozdíly v poměru C:P menší než mezidruhové (Schulz & Sterner 1999 podle Hessen and Lynche 1991).

Potrava perlooček v přírodě je velmi heterogenní a také biochemicky velmi rozmanitá (Sterner a kol. 1993). Růst perlooček rodu *Daphnia* je limitován množstvím fosforu v potravě. Bylo zjištěno, že perloočky krmené řasami s malým množstvím fosforu si svůj deficit doplňovaly anorganickým fosforem (Urabe a kol. 1997) a to tak, že perloočky požíraly rychle množící se bakterie, které dokáží spotřebovat až 90 % rozpuštěného anorganického fosforu ve vodách. U perlooček, které měly k dispozici řasy s C:P poměrem < 230 tento jev nebyl pozorován. Množství fosforu v přírodě kolísá, jak v čase, tak v prostoru, proto se také testovalo, jak rychle roste *Daphnia magna* při denním kolísání kvality potravy, ale s konstantní koncentrací potravy. Bylo zjištěno, že *Daphnia magna* roste nejrychleji při vysoce kvalitní potravě, když jí má přístupnou na půl, nebo méně dne. Tento výsledek je spojován s vertikální migrací (Sterner & Schwalbach 2001, DeMott 2003). A to proto, že většina nádrží je vertikálně stratifikována teplotou, světlem, potravou a také predací všechny tyto parametry se mění s hloubkou. Obecně voda u hladiny nádrže je na potravu bohatší než voda u dna je to způsobeno dostatkem slunečního záření. Zooplankton migruje v nočních hodinách směrem ke hladině a za dne do větších hloubek, může tak překonat vzdálenost až 3 metry. V noci migrují za potravou, ale přes den je to obrana před predací. (Williamson a kol. 1996)

Narozdíl od *Daphnia magna* má *Bosmina*, jako pomalu rostoucí organismus, menší podíl fosforu v těle (~0,7 % v sušině) a je méně citlivá na množství fosforu v potravě, proto

není jednoduché její růst limitovat fosforem. Když byla jedincům rodu *Bosmina* podávána potrava o různé kvalitě (různém poměru C:N:P) a různé koncentraci, nebyly nalezeny rozdíly v rychlosti růstu. Na rozdíl od druhu *Daphnia magna*, jejíž růst je zřetelně ovlivněn jak kvalitou, tak kvantitou (Schulz & Sterner 1999) – viz Graf. 4. Když *Daphnia* dostávala velké množství málo kvalitní potravy (LOP), rostla výrazně méně než při malém množství vysoce kvalitní potravy (HIP). Z toho vyplývá, že *Bosmina*, která je méně ovlivněna množstvím fosforu v potravě, přežívá lépe nedostatek fosforu na rozdíl od rychleji rostoucí *Daphnia magna*, která má velké požadavky na fosfor (Schulz & Sterner 1999).

Na více druzích sladkovodních koryšů bylo zjištěno, že s klesajícím množstvím fosforu v biomase potravy také klesá fosfor v těle konzumenta (Ferrão-Filho a kol. 2007, Shimizu & Urabe 2008). S tím souvisí, že živočichové, kteří přijímají méně fosforu a přežívají při tomto množství, jsou také méně citliví při vychýlení množství fosforu v potravě a naopak. Mezi tyto organismy patří již zmiňovaná *Bosmina* nebo například rod *Moina* (Ferrão-Filho a kol. 2007, Müller-Navarra 1995).

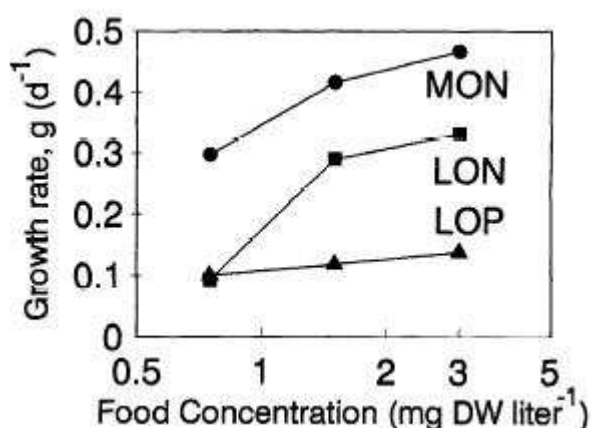


Graf. 4. Graf vyjadřuje závislost rychlosti růstu na době trvání pokusu při různých potravních režimech. Osa y vyjadřuje denní přírůstek (mm) pro A *Daphnia magna* B *Bosmina lieideri* při 4 potravních režimech.

(Vysvětlivky: vyjádření *kvality*: LOP=nízká kvalita potravy poměr C:P je 1600:1; HIP=vysoká kvalita potravy poměr C:P je 150:1.

Vyjádření *koncentrace*: 200= malá koncentrace uhlíku 200 $\mu\text{g} \cdot \text{C L}^{-1}$, 1000=velká koncentrace uhlíku 1000 $\mu\text{g} \cdot \text{C L}^{-1}$. Převzato z Schulz & Sterner, (1999)

Taktéž *Daphnia obtusa* byla limitována kvalitou řasy *Scenedesmus acutus* při různých koncentracích. Řasy středně limitované dusíkem jsou lepší (kvalitnější) potravou než řasy velmi limitované dusíkem, protože limitace dusíkem znamená, že potrava má méně proteinů. Ale nejchudší potravou jsou řasy limitované fosforem jak lze vidět na Graf 5, proto *Daphnia* za těchto podmínek roste nejpomaleji (Sterner a kol. 1993).



Obr. 5 Graf vyjadřuje závislost rychlosti růstu na kvalitě potravy u *Daphnia obtusa* pro 3 typy potravy. (Vysvětlivky: MON=středně kvalitní potrava (median organic nitrogen), LON=málo kvalitní potrava (low organic nitrogen), LOP=málo kvalitní potrava (low organic phosphorus) převzato z Sterner a kol. (1993)

Neobvyklý je také pokles rychlosti růstu při velmi vysokých hodnotách fosforu. Je to nejspíše tím, že velké množství fosforu může být pro *Daphnia* toxické (Plath & Boersma 2001).

Zajímavá je i reakce mezidruhových hybridů na limitaci základními prvky. Bylo dokázáno, že hybridní jedinci *D. galeata* x *D. cuculata* mají menší růstovou rychlost při limitaci fosforem, ale lépe přežívají limitaci fosforem než jejich rodičovské druhy (Seidendorf a kol. 2007).

Růst vírníků při limitaci dusíkem a fosforem je velice podobný jako u perlooček. Například rod *Brachionus* roste pomaleji, když je krměn řasami limitovanými fosforem než řasami bohatými na fosfor (Štrojsová a kol. 2008).

4.2. ROZMNOŽOVÁNÍ

I rozmnožování a počet potomků jsou silně ovlivněny typem potravy. Dobře je to vidět na rodu *Daphnia*. Při nedostatku fosforu klesá jak jejich růstová rychlost, tak se i méně rozmnožují. Naopak při limitaci dusíkem přesouvají nadbytek fosforu do vajíček a to

v podobě tuků (Sternér & Hessen 1994). Bylo zjištěno, že perloočky rodu *Daphnia* krmené dostatkem málo kvalitní potravy (nedostatek fosforu) produkují malá vajíčka, zatímco jedinci krmení malým množstvím dostatečně kvalitní potravy měli vajíčka větší s dostatkem žloutku (Urabe & Sternér 2001). Je to adaptace na nepříznivé podmínky, v nichž je důležité, aby potomci vyrostli větší a lépe odolávali předpokládaným nepříznivým podmínkám (Sternér 1993). U perlooček počet vajíček ve vaječné komůrce nesouvisí s velikostí těla jedince, ale s množstvím živin v potravě. Podobně obsah žloutku nekoreluje s velikostí mateřského jedince, ale s kvalitou potravy (Sternér 1993).

Environmentální podmínky silně ovlivňují fenotyp potomků. Když byla *Daphnia magna* krmena potravou s nedostatkem fosforu produkovala menší potomky s menším obsahem fosforu v těle. Když tito potomci byli krmeni potravou bohatou na fosfor rostli rychle a opět produkovali potomky jako *Daphnia*, která nebyla limitovaná fosforem. Naopak když potomci od stresovaných samic byli krmeni na fosfor chudou potravu dospívali později a byli více citliví na infekce (Frost a kol. 2010).

Odpovědí na nízkou kvalitu potravy je mnoho. Snižuje se růstová rychlost, s tím souvisí zvyšující se stáří jedinců při prvním rozmnožování a lepší přežívání potomků (Sternér & Hessen 1994).

5. PŘEŽÍVÁNÍ NEPŘÍZNIVÝCH PODMÍNEK

Na přežívání sladkovodního zooplanktonu mají vliv parametry prostředí. Nejdůležitějšími faktory, které regulují přežívání, jsou teplota, kvalita a kvantita potravy, délka světelné části dne, ale také přítomnost predátorů, která ovlivňuje růst, rozmnožování a morfologii jedinců.

Kvalita potravy ovlivňuje životní strategie organismů. Jedinci rodu *Daphnia* reagují odlišně na poměr C:P v potravě. Původně se předpokládalo, že je to způsobeno dlouhým evolučním vývojem. Ale díky trade-off mezi maximální růstovou rychlostí a rozdílnými odpověďmi na nedostatek fosforu v potravě bylo zjištěno, že tyto odpovědi jsou způsobeny především přizpůsobením na konkrétní habitat (Seidendorf a kol. 2010, Seidendorf 2009).

Takovou adaptací může být například ukládání lipidů v těle. *Daphnia* si ukládají energii na přežívání horších podmínek nebo na reprodukci v podobě triglyceridových kapiček. Množství těchto kapiček klesá po reprodukci a opět narůstá mezi 2 reprodukčními cykly. Množství těchto lipidů je měřítkem toho, jak kvalitní potravu daný jedinec konzumuje, a také pozitivně koreluje s velikostí těla. A to tak, že juvenilové mají menší zásoby než dospělci, ale také mají rozdílné způsoby, jak začlenit tyto lipidy do těla. Juvenilové využijí 55% svých zásob na růst zatímco dospělci investují více jak 70 % do rozmnožování. Při hladovění se růst i rozmnožování zastaví (Tessier & Goulden 1982).

Zde je jeden příklad z terénní studie. U 10 taxonů (8 druhů a 2 mezidruhoví hybridi) rodu *Daphnia* se sledoval vztah mezi množstvím fosforu v těle, růstovou rychlostí a preferencí habitatu. Vybrané rody byly zastoupeny širokou škálou velikostí, některé preferovaly jen určitý habitat: mělká jezera, hluboká a stratifikovaná jezera a jezera bez ryb. Dřívější studie ukazují, že taxony z hlubokých jezer a jezer s rybami jsou přizpůsobeny větší predaci a limitaci potravou, především fosforem. Naopak je to u taxonů z jezer mělkých a jezer bez ryb.

Ze studie vyplývá, že velikostně malé taxony z mělkých jezer měly více fosforu v těle než velké taxony z hlubokých jezer, nebo jezer bez ryb. Proto nejen množství fosforu v potravě, ale i prostředí ovlivňuje rychlost růstu *Daphnia* (DeMott & Pape 2005).

Jak jsem již zmiňovala, tak mezidruhoví hybridi přežívají lépe nepříznivé podmínky než jejich rodičovské druhy. Je to tím, že hybridi se dokáží mnohem rychleji adaptovat na změny v kvalitě potravy. Se změnami v prostředí se taktéž mění fitness parentálních druhů i hybridů (Seidendorf 2007).

5.1. OSIDLOVÁNÍ NOVÝCH LOKALIT

S přežíváním zhoršených podmínek úzce souvisí i osidlování nově vzniklých lokalit. Úspěšná kolonizace habitatu organismy závisí na několika faktorech a to na disperzních schopnostech organismu, jejich regionálních četnostech a dostupných habitatech. Nově vzniklé nádrže jsou snadno kolonizovány zejména zástupci skupiny Cladocera. Jeden z prvních kolonizátorů je *Daphnia obtusa*, *Moina brachiata* a nebo vířník *Brachionus plicatilis* (Louette & Meester 2005). Pořádí, v jakém kolonizátoři osidlují nová stanoviště, může rozhodnout o budoucím vývoji a struktuře daného společenstva. Dobrými kolonizátory jsou také Copepoda (*Metacyclops minutus*) a to zejména proto, že mají rychlý individuální vývoj, dokáží uchovat sperma a také proto, že kopepoditová stádia přejívají nepříznivé podmínky zahrabána v sedimentu (Frisch & Green 2007). Vektorem, kterým se šíří největší procento organismů, je vítr, a to zejména na krátké vzdálenosti. Organismy se šíří v podobě vajíček, dormantních stádií nebo dospělých i nedospělých jedinců. Také v různých výškách se šíří jiné složení propagulí jak bylo zjištěno v práci Vanschoenwinkela a kol. 2009 Těsně nad zemí jsou přenášeny větší propagule jako jsou celí jedinci Ostracoda zatímco ve vyšších výškách jsou přenášeny vajíčka nebo kryptobiotické fáze organismů, které jsou zde také přenášeny na větší vzdálenosti (Vanschoenwinkel a kol. 2009). V Belgii bylo sledováno 25 uměle vytvořených stanovišť. Celkově v nich bylo nalezeno 23 druhů, ale většina z nich se vyskytovala jen sporadicky. Sledování stanovišť probíhalo 3 roky. Maximálně 8 druhů se vyskytovalo ve většině těchto uměle vytvořených nádrží. Nejčastějšími zástupci byly *Chydorus sphaericus*, *Simocephalus vetulus* a *Daphnia obtusa*. Tyto druhy byly nalezeny především v prvním roce pozorování. *Daphnia obtusa* se objevila již po 5 měsících od založení nádrže. Během 2. a 3. roku zůstalo množství jedinců přibližně stejné, ale množství druhů se zmenšilo oproti prvnímu roku. Další druhy se vyskytovaly jen výjimečně. Je to pravděpodobně tím, že v nově vytvořených nádržích nejsou vhodné životní podmínky pro většinu zooplanktonu a nebo je to silnou kompeticí s prvními kolonizátory (Louette a kol. 2008).

6. NÁVRH BUDOUCÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Má diplomová práce bude tématicky navazovat na mou bakalářskou práci. Budu se v ní zabývat problémem acidifikace šumavských jezer a následné obnově diverzity zooplanktonu v těchto jezerech, zejména v Plešném jezeře.

6.1. ÚVOD DO PROBLEMATIKY

Atmosférická acidifikace je jeden z nepříznivých antropogenních vlivů. Ovlivňuje jak vodní, tak i terestrické prostředí.

Kyselost vod se měří v pH, které vyjadřuje koncentraci vodíkových iontů (H^+). Vodíkové ionty jsou uvolňovány disociací kyselin. Kyseliny se do ovzduší dostávají v podobě oxidu siřičitého (SO_2) a oxidu dusíku (NO_x), kde fotochemickými reakcemi vznikají kyselina sírová a dusičná. Ty se dále dostávají do vod především v podobě dešťů (Hruška & Kopáček 2005). Okyselení vod ovlivňuje také biochemické složení vod, především cyklus dusíku a fosforu (Lampert & Brendelberger 1996). Vlivem kyselých srážek se do vod dostává rozpuštěný hliník, který působí jako buněčný jed a to díky porušení iontové rovnováhy na buněčných membránách. Vlivem rozpuštěného hliníku se fosfor ve vodách s pH 5-6 sráží a tím pádem se snižuje jeho množství ve vodě (Kopáček a kol. 2000).

V 80. letech 20. století vrcholilo celosvětové antropogenní znečištění emisemi síry. Lesní půdy mají pufrací schopnost, která zajišťuje vyvážené hodnoty půdní kyselosti. Je to dáno především bazickými kationty obsaženými v půdě (vápník, hořčík a sodík). Tyto bazické kationty dokáží po nějakou dobu vyrovnávat pH půdy (neutralizovat), ale tímto procesem jsou nevratně vymývány z půd do podzemních a podpovrchových vod. Bazické kationty se do půd dostávají zvětráváním hornin a čím více jich tam je, tím jsou půdy více odolnější okyselení. Nejhuře na tom jsou horské půdy, protože jsou mělké a zpravidla na kyselých horninách, které zvětrávají velmi pomalu.

V okyselených půdách je největším problémem otrava hliníkem. Ten působí v rozpuštěné formě jako buněčný jed. Hliník je běžný prvek, který se vyskytuje v horninách i půdách, ale nachází se ve formě nerozpustných sloučenin, které nejsou pro organismy škodlivé, protože je nedokáží přijmout. Avšak při okyselení půd se hliník velmi rychle rozpouští a působí problémy, jak pro kořenové systémy, tak i následně ve vodních ekosystémech.

V ČR jsou oblasti, kde pufrací kapacita půd nestačila, jsou to již zmíněné horské oblasti. Proto jsou i povrchové vody okyseleny. Jednou z těchto oblastí je i Šumava.

Stejně tak jako hliník působí problémy kořenovým systémům v půdě, škodí i ve vodním prostředí, zejména rybám a jiným vodním živočichům (Hruška & Kopáček 2005). Vodní organismy jsou ale na okyselení i hliník různě citlivé, například hmyzí predátoři jsou k okyselení vod více tolerantní. Larvy rodu *Chaoborus* se v těchto vodách stávají vrcholovými predátory (Neill 1981). Rybám hliník škodí především tak, že rozpuštěná forma hliníku se sráží rybám na žábrách na formu nerozpustnou. Je to dáno tím, že na žábrách díky výměně plynů je vyšší pH. Ryby se tímto způsobem udusí (Hruška & Kopáček 2005).

Šumavská jezera jsou nejdéle studována z hlediska vlivu acidifikace. Již v roce 1871 jsou záznamy o tom, že v Černém jezeře se nachází 5 druhů zooplanktonu a pstruh potoční. Ale na přelomu 70. a 80. let se už nevyskytuje ani pstruh, ani jeden druh zooplanktonu. Až koncem 90. let se opět objevuje jeden druh zooplanktonu, avšak druhů v bentosu je stále minimum. Regenerace je velmi pomalá díky vyčerpání bazických kationtů z půd (Hruška & Kopáček 2005).

Čertovo a Plešné jezero poskytují vynikající podmínky pro studium odpovědi ekosystému na změny rozpuštěného hliníku. Očekávají se velké rozdíly v těchto dvou jezerech mezi dostupností NO_3^- a iontů hliníku a následné zotavování biotopů. Jak už bylo zmíněno, tak Al je toxický jak pro ryby, tak i pro korýši zooplankton, a taktéž ovlivňuje cyklus fosforu. Avšak následky jsou jezero od jezera různé. Například v Prášílském jezeře přežívá více korýšního zooplanktonu, protože je tam méně toxická voda díky nižšímu přísunu hliníku z půd. Stejně tak i Čertovo jezero je méně kyselé díky tekoucí vodě, která je směrem po řece do jezera neutralizována. Je již zdokumentováno, že se stav zooplanktonu zlepšuje. Mezi prvními se vrátila populace *Ceriodaphnia quadrangula* do Černého a Prášílského jezera. V obou zmiňovaných jezerech se zvyšuje biomasa fytoplanktonu a acidotolerantních vířníků (Vrba a kol. 2003, Fott a kol. 1994). I Plešné jezero se zlepšilo, navíc je tam velký přísun fosforu z povodí, a díky tomu se v Plešném jezeře vyskytuje dostatek řas. Ale původní druh filtrující perloočky (*Daphnia lacustris*) (Nilssen a kol. 2007, Pražáková a kol. 2006) se nenavrátil. Je zajímavé, že populace z Prášílského jezera přežila nižší pH a vyšší koncentrace toxického hliníku než je v současné době v Plešném jezeře (Kohout & Fott 2003). Proto v roce 2004 byl proveden experiment o obnovu zooplanktonu Plešného jezera pomocí repatriace dvou původních druhů zooplanktonu, které byly vybrány z Prášílského jezera (Kohout & Fott 2004). Tímto způsobem se podařilo vrátit do jezera druh *Cyclops abyssorum* (Copepoda), jehož potomci byli nalezeni již v následujících letech a jejich růstová křivka

vykazovala typický tvar pro kolonizátora (exponenciální růst a následné ustálení populace), avšak *Daphnia longispina* po vysazení nalézána nikdy nebyla (Kořenová 2006). Předpokládá se, že tento stav je způsoben nevyhovující stochiometrií řas v Plešném jezeře. V Prášilském jezeře přežily perloočky pravděpodobně proto, že je tam méně iontového hliníku (Kohout & Fott 2004).

6.2. USPOŘÁDÁNÍ PŘEDPOKLÁDANÉHO POKUSU

Ve své diplomové práci budu testovat hypotézu zda absence filtrujících perlooček rodu *Daphnia* v Plešném jezeře je způsobena nevyhovující potravou ve smyslu nevyhovujícím C:N:P poměru v biomase řas *Monoraphidium*, které se tam vyskytuje.

Pokus bude sestaven tak, že se bude sledovat vliv kvality potravy na perloočky rodu *Daphnia* z Prášilského jezera. Tyto *Daphnia* budou krmeny řasami z Plešného jezera (*Monoraphidium*), které budou pěstovány na médiích o různém poměru C:P (limitované fosforem), kterými se *D. longispina* bude krmit a následně se bude sledovat, jak různé stochiometrické poměry C:P v řasách jakožto potravě ovlivňují přežívání *D. longispina*. Podobný experiment byl proveden na vířnících rodu *Brachionus calyciflorus* (Štrojsová a kol. 2008).

Jako kontrola vlivu konkrétní populace na výsledky experimentu bude použita i další populace *D. longispina* z jiné lokality.

ZÁVĚR

V mé bakalářské práci zpracované v podobě rešerše odpovídám na otázku, zda kvalita potravy ovlivňuje populační parametry a druhové složení zooplanktonu v nádržích.

Kvalita potravy významně ovlivňuje konzumenta jak jeho růst, rozmnožování tak i přežívání nepříznivých podmínek. Kvalita potravy je dána především tím, jaký má stechiometrický poměr mezi hlavními biogenními prvky jako jsou uhlík, dusík a fosfor. Kvalita potravy je pro různé organismy odlišná. Záleží především na tom, jaké mají organismy nároky na množství fosforu v potravě, protože fosfor je hlavní biogenní, limitující prvek v sladkých vodách. Ne vždy má potrava vyhovující C:N:P poměr, proto organismy využívají pre- a post- absorpční mechanismy.

I dostatek nekvalitní potravy negativně ovlivňuje zooplankton nádrží. Pro rychle rostoucí organismy (většina zástupců Cladocera) je kvalitní potrava taková, která má dostatek fosforu (nízký C:P poměr) a naopak pomalu rostoucí organismy (většina Copepoda) nejsou tak náročné na množství fosforu v potravě (vyšší C:P poměr), je to dáno rychlostí proteinové syntézy na rRNA. S tím souvisí to, že poměr C:N:P v sladkých vodách a následně v řasách ovlivňuje diversitu zooplanktonu nádrží.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- ACHARYA, K., KYLE, M. & ELSER, J.J. (2004): Biological stoichiometry of *Daphnia* growth: an ecophysiological test of the growth rate hypothesis. *Limnol. Oceanogr.*, 49(3): 656-665.
- ALBERTS, B., BRAY, D., JOHNSON, A., LEWIS, J., RAFF, M., ROBERTS, K. & WALTER, P. (1998): *Základy buněčné biologie*, Garland Publishing.
- ANDERSEN, T. & HESSEN, D. O. (1991): Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 36(4): 807-814.
- BELDENBERGER, H. (1991): Filter mesh size of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 36(5): 884-894.
- BRÖNMARK, CH. & HANSSON, L. A. (2005): The biology of lakes and ponds-2nd ed. *Oxford University Press, University of Oxford*, str. 285.
- BURNS, C. W. (1968). The relationship between body size of filterfeeding cladocera and maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.* 13(4): 675-678.
- BRUSCA, R. C., BRUSCA G. J. (2002): Invertebrates. *Sinauer* str. 936.
- COWLES, T.J & STRICKLER J.R. (1983): Characterization of feeding activity patterns in the planktonic copepod *Centropages typicus* Kroyer under various food conditions. *Limnol. Oceanogr.* 28(1): 106-115.
- DEMOTT, W. R. (2003): Implications of element deficits for zooplankton growth. *Hydrobiologia*. 491: 177-184.
- DEMOTT, W. R. & PAPE B. J. (2005): Stoichiometry in an ecological context: testing for links between *Daphnia* P-content, growth rate and habitat preference. *Oecologia*, 142: 20-27.
- ELSER, J. J., STERNER, R. W, GOROKHOVA, E., FAGAN, W. F., MARKOW, T. A., COTNER, J. B., HARRISON, J. F., HOBBIE, S. E., ODELL, G. M. & WEIDER, L. J. (2000a): Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Eco. lett.*, 3: 540-550.
- ELSER, J. J., STERNER, R.W., GALFORD, A. E., CHRZANOWSKI, T. H., FINDLAY, D. L., MILLS, K. H., PATERSON, M. J., STANTON, M. P. & SCHINDLER, D. W. (2000b): Pelagic C:N:P stoichiometry in a eutrophied lake: responses to a whole-lake food-web manipulation. *Ecosystems*, 3: 293-307.
- ELSER, J. J., ACHARYA, K., KYLE, M., CONTER, J., MAKINO, W., MARKOW, T., WATTS, T., HOBBIE, S., FAGAN, W., SCHADE, J., HOOD, J. & STERNER, R. W. (2003): Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Eco. Lett.*, 6: 936-943.
- ELSER, J. J., DOBBERFUHL, D. R., MACKAY, N. A. & SCHAPPEL, J. H. (1996): Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *Bioscience*, 46(9): 674-684.
- FERRÃO-FILHO, A. S., TESSIER, A. J. & DEMOTT W. R. (2007): Sensitivity of herbivorous zooplankton to phosphorus-deficient diets: Testing stoichiometric theory and growth rate hypothesis. *Limnol. Oceanogr.*, 52(1): 407-415.
- FRISCH, D. & GREEN, A. J. (2007) Copepods come in first: rapid colonization of new temporary ponds. *Fundamental and applied limnology*. 186(4): 289-297.
- FOTT J., PRAŽÁKOVÁ M., STUČLÍK E., ET AL. 1994. Acidification of lakes in Šumava Bohemia) and in the High Tatra Mountains (Slovakia). *Hydrobiologia*. 274: 37–47.
- FROST, P. C., EBERT, D., LARSON, J. H., MARCUS, M. A., WAGNER, N. D. & ZALEWSKI, A. (2010): Transgeneration effects of poor elemental food quality on *Daphnia magna*. *Oecologia*. 162. 865-872.
- GELLER, W. & MÜLLER, H. (1981): The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia*. 49: 316-321.

- HECKY, R. E., CAMPBELL, P. & HENDZEL, L. L. (1993): The stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. *Limnol. Oceanogr.* 38(4): 709-724.
- *HESSEN, D.O. & LYNCH, A. (1991): Interspecific and intraspecific variations in zooplankton element composition. *Archiv für Hydrobiologie*. 121(3): 343-353.
- HRUŠKA, J. & KOPÁČEK, J. (2005): Kyselý déšť stále s námi-zdroje, mechanismy, účinky, minulost a budoucnost. *Planeta*, 7: 5/2005.
- KARIMI, R. & FOLT C.L. (2006): Beyond macronutrients: element variability and multielement stoichiometry in freshwater invertebrates. *Ecology letters*. 9. 1273-1283.
- KNIŽÁTKOVÁ E. (2007): Vliv environmentálních organických polutantů na nitrifikaci v půdě. *Bakalářská práce*, Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Ústav experimentální biologie, Oddělení mikrobiologie.
- KOHOUT L. & FOTT J., (2003): Zotavování zooplanktonu šumavských jezer z acidity v období reverze chemismu a možnosti repatriace klíčových druhů [Recovery of zooplankton in formerly acidified lakes of Bohemian Forest]. In: Proceedings of the 13th conference of Slovak limnological society and Czech limnological society, BITUŠÍK P. & NOVIKMEC M (eds) *Acta facultatis ecologiae*, 10, SUPPL. 1: 119–122.
- KOHOUT, L. & FOTT, J. (2004): Obnova zooplanktonu Plešného jezera pomocí repatriace dvou klíčových druhů. *Aktuality šumavského výzkumu II*, 2004: 172-175.
- KOPÁČEK, J., HEJZLAR, J., BOROVEC, J., PORCAL, P. & KOTOROVÁ, I. (2000): Phosphorus inactivation by aluminum in the water column and sediments: A process lowering in-lake phosphorus availability in an acidified watershed-lake ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 45: 212–225.
- KOŘENOVÁ, R. (2006): Zooplankton horských jezer Šumavy: zotavování z acidifikace. *Bakalářská práce*. Praha, Universita Karlova.
- LAMPERT, W. (1977): Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 23(4). 831-834.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (2007): Limnoecology the ecology of lakes and streams. *Oxford University Press, Oxford*, str. 324.
- LAMPERT, W. & BRENDENBERGER, H. (1996): Strategies of phenotypic low-food adaption in *Daphnia*: Filter screens, mesh sizes, and appendage beat rates. *Limnol. Oceanogr.* 41(2): 216-223.
- LELLÁK, J. & KUBÍČEK, F. (1972): Biologie vodních živočichů. *SPN, Praha*, str. 152.
- LELLÁK, J. & KUBÍČEK, F. (1991): Hydrobiologie. *Univerzita Karlova, Praha*, str. 257.
- LOUETTE, G. & MEESTER, L (2005): High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. *Ecology*. 86(2). 353-359.
- LOUETTE, G., MEESTER, L. & DECLERCK, S. (2008): Assembly of zooplankton communities in newly created ponds. *Freshwater Biology*. 53: 2309-2320.
- MAIN, T. M., DOBBERFUHL, D. R. & ELSEY, J.J. (1997): N:P stoichiometry and ontogeny of crustacean zooplankton: a test of growth rate hypothesis. *Limnol. Oceanogr.*, 42(6): 1474-1478.
- MARTIN, J. W. & DAVIS, G. E. (2001): An Updated Classification of the Recent Crustacea, No. 39 Science series natural history museum of Los Angeles County, str. 124.
- MÜLLER-NAVARRA, D.C. (1995): Biochemical versus mineral limitation in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 40(7): 1209-1214.
- NEIL, W.E. (1981): Impact of Chaoborus predation upon the structure and dynamics of a crustacean zooplankton community. *Oecologia*. 48: 164–177.

- NILSSEN, JP, HOBAEK, A, PETRUSEK, A. (2007) Restoring *Daphnia lacustris* GO Sars, 1862 (Crustacea, Anomopoda): A cryptic species in the *Daphnia longispina* group. *Hydrobiologia*, 594: 5-17.
- PLATH, K. & BOERSMA, M. (2001). Mineral limitation of zooplankton: stoichiometric constraints and optimal foraging. *Ecology*, 82(3): 1200-1209.
- PRAŽÁKOVÁ, M., VESELÝ J., FOTT J., MAJER V. & KOPÁČEK J. (2006): The long-term succession of cladoceran fauna and palaeoclimate forcing: A 14,600-year record from Plešné Lake, the Bohemian Forest. *Biologia*, 61(20): S387-S399.
- RIGLER, F. H. (1961): The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* straus. *Limnol. Oceanogr* 6(2): 162-174.
- SANDERS, R. W., WILLIAMSON, C. E., STUTZMAN, P. L., MOELLER, R. E., GOULDEN, C. E. & GOLDSMITH, R. A. (1996): Reproductive success of "herbivorous" zooplankton fed algal and nonalgal food resources. *Limnol. Oceanogr.* 41(6): 1295-1305.
- SEIDENDORF, B. (2009): The role of food quality for local adaptation in *Daphnia*. *Dissertation*, Frankfurt am Main, Goethe-Universität.
- SEIDENDORF, B., BOERSMA, M. & SCHWENK, K. (2007): Evolutionary stoichiometry the role of food quality for clonal differentiation and hybrid maintenance. *Limnol. Oceanogr.*, 52(1): 385-394.
- SEIDENDORF, B., MEIER, N., PETRUSEK, A., BOERSMA M., STREIT, B. & SCHWENK, K. (2010): Sensitivity of *Daphnia* species to phosphorus-deficient diets. *Oecologia*, 162: 349-357.
- SHIMIZU, Y. & URABE, J. (2008): Regulation of phosphorus stoichiometry and growth rate of consumers: theoretical and experimental analyses with *Daphnia*. *Oecologia*. 155: 21-31.
- SCHULZ, K. & STERNER, R. W. (1999): Phytoplankton phosphorus limitation and food quality of bosmina. *Limnol. Oceanogr.*, 44(6): 1549-1556.
- STERNER, R. W. (1993): *Daphnia* growth of varying quality of *Scenedesmus*: mineral limitation of zooplankton. *Ecology*, 74(8): 2351-2360.
- STERNER, R. W. (2004): A one-resources „stoichiometry“?. *Ecology*, 85(7): 1813-1816.
- STERNER, R. W., CLASEN, J., LAMPERT, W. & WEISSE, T. (1998): Carbon phosphorus stoichiometry and food chain production. *Ecol. Lett.*, 1: 146-150.
- STERNER, R. W., ELSE, J. J. & HESSEN, D. (1992): Stoichiometric relationship among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biochemistry*, 17: 49-67.
- STERNER, R. W., HAGEMEI, D. D., SMITH, W. L. & SMITH, R. F. (1993): Phytoplankton nutrient limitation and food quality for daphnia. *Limnol. Oceanogr.*, 38(4): 857-871.
- STERNER, R. W. & HESSEN, D. O. (1994): Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 1-29.
- STERNER, R. W. & SCHWALBACH, M. S. (2001): Diel integration of food quality by daphnia: luxury consumption by a freshwater planctonic herbivor. *Limnol. Oceanogr.*, 46(2): 410-416.
- STERNER, R. W. & ELSE, J. J. (2002). Ecological Stoichiometry the biology of elements from molecules to the biosphere. *Princeton University Press*, Princeton, str. 439.
- STERNER, R. W. (2008): On the phosphorus limitation paradigm for lakes. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 93: 433-445.
- SOMMER, U. & SOMMER, F. (2006): Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia*, 147: 183-194.

- ŠTROJSOVÁ, M., NEDOMA, J., SEĎA, J. & VRBA, J. (2008): Diet quality impact on growth, reproduction and digestive activity in *Brachionus Calyciflorus*. *J. Plankton Res.*, 13: 1123-1131.
- *TATE III R.L. (2000): The nitrogen cycle: Soil-based processes. In: Tate R.L.III (ed.), *Soil Microbiology*, 2nd Ed., 314-346. John Wiley & Sons, USA.
- TESSIER, J. A. & GOULDEN, C. E. (1982): Estimating food limitation in cladoceran population. *Limnol. Oceanogr.*, 27(4): 707-717.
- TESSIER, J. A., HENRY, L. L. & GOULDEN, C. E. (1983): Starvation in *Daphnia*: energy reserves and reproductive allocation. *Limnol. Oceanogr.*, 28(1): 667-676.
- URABE, J., CLASEN, J. & STERNER, R. W. (1997): Phosphorus limitation of daphnia growth: is it real?. *Limnol. Oceanogr.* 42(6): 1436-1443.
- URABE, J. & STERNER, R. W. (2001): Contrasting effects of different types of resource depletion on life-history traits in *Daphnia*. *Functional Ecology*, 15: 165-174.
- VANSCHOENWINKEL, B., GIELEN, S., SEAMAN, M. & BRENDONCK, L. (2009): Wind mediated dispersal of freshwater invertebrates in a rock pool metacommunity: differences in dispersal capacities and modes. *Hydrobiologia*. 625: 363-372.
- VRBA J., KOPÁČEK J., FOTT J., KOHOUT L., NEDBALOVÁ L., PRAŽÁKOVÁ M., SOLDÁN T., SCHAUMBURG J. (2003). Long-term studies (1871–2000) on acidification and recovery of lakes in the Bohemian Forest (central Europe). *Sci. Total Environ.* 310, 73–85.
- WARD, B. B., Capone, D. G. & Zehr, J. P. (2007): What's new in the nitrogen cycle? *Oceanography*. 20(2): 101-108.
- WILLIAMSON, C. E., SANDERS, R. W., MOELLER R. E., STUTZMAN, P. L. (1996): Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnol. Oceanogr.* 41(2). 224-233.

* sekundární citace